

УДК 576.895.121

# ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ВООРУЖЕНИЯ ХОБОТКА У РОДОВ KOWALEWSKIELLA И HIMANTAURUS (CYCLOPHYLLIDEA: DILEPIDIDAE)

© А. К. Галкин

Исследованы сколексы дилепидид *Kowalewskiella* Baczynska, 1914 и *Himantaurus* Spasskaja et Spassky, 1971. Хоботковые крючья у этих родов необычны для семейства — они относятся к давеноидному типу. Показано, что при всем различии в строении хоботкового аппарата при втягивании хоботка крючья занимают здесь положение остриями вперед. Картина, наблюдаемая у *Kowalewskiella*, находит ближайшую аналогию в роде *Aploparaksis* (сем. Hymenolepididae s. l.), а у *Himantaurus* — в роде *Paradilepis* (сем. Dilepididae). Однако в обоих случаях сходные хоботковые аппараты формировались конвергентно, о чем, в частности, свидетельствуют разные морфологические типы крючьев в парах *Kowalewskiella*—*Aploparaksis* и *Himantaurus*—*Paradilepis*.

Бачинская (Baczynska, 1914) пополнила сем. Dilepididae новым родом *Kowalewskiella*, типовой вид которого, *K. longiannulata* Baczynska, 1914, был описан ею же от поручейника *Tringa stagnatilis* Полтавской губ. У куликов в фауне России род представлен еще двумя видами, *K. cingulifera* (Krabbe, 1869) и *K. stagnatilis* (Burt, 1940). Хоботковые крючья у ковалевскиелл по форме оказались необычными для семейства: разные исследователи признают их близкими то к аплопараксоидным (Корнюшин, 1969), то к давеноидным (Bona, 1994). Таким образом, крючья сходного типа можно встретить лишь за пределами дилепидид, среди представителей других групп отряда — сем. Hymenolepididae (s. l.) и подотряда Davaineata. Характер их действия и положение на втянутом хоботке в литературе не описаны. В конце XX века к семейству дилепидид был отнесен — сперва «провизорно» (Спасская, Спасский, 1978), а затем уже без сомнений (Bona, 1994) — еще один род, *Himantaurus* Spasskaja et Spassky, 1971, также паразит куликов. Его типовой вид *H. minuta* (Cohn, 1901) долго числился в составе рода *Davainea*. Даже при своем выделении род *Himantaurus* был оставлен в сем. Davaineidae (Спасская, Спасский, 1971) — хоботковые крючья здесь соответствуют давеноидному типу. Своеобразный хоботок *H. minuta* во втянутом состоянии также специально не изучался.

Поскольку особенности строения сколекса цестод имеют важное систематическое значение, было предпринято дополнительное исследование органов прикрепления у представителей родов *Himantaurus* и *Kowalewskiella*. Материалом послужили окрашенные квасцовым кармином тотальные препараты червей из коллекции Зоологического института РАН. Они изучены под микроскопом Amplival, на увеличениях до 20 × 100. Рисунки сделаны с использованием рисовального аппарата РА-1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Kowalewskiella*. Внешний вид сколекса определяется положением хоботка. Когда последний втянут, сколекс спереди или закруглен, чем напоминает лишенных хоботка циклофиллидей, или уплощен и слегка расширен в виде шляпки гвоздя. Первый случай наблюдается при расслабленных присосках (рис. 1, А), в активном состоянии они способны выступать из сколекса и растягивать его в направлении, перпендикулярном продольной оси стробилы. Присоски имеют относительно узкий мышечный валик, при этом они могут изменять свою форму так, что их глубина становится заметно больше диаметра. Втянутый хоботок лежит в глубоком овальном влагалище, дно которого погружено далеко за задний край присосок — на расстояние, превышающее их диаметр. В боковой проекции такой хоботок похож на цифру 8, с цилиндрической апикальной частью, вооруженной крючьями, и более широкой дистальной (стволовой), которая конусовидно сужается к заднему концу. Крючья характеризуются изящным серповидным лезвием и почти равным ему по длине пальцевидным корневым отростком, рукоятка в 3—4 раза короче лезвия и очень тонкая (рис. 1, Б). Во фронтальной проекции корневой отросток не образует расширений и равномерно суживается к концу. Форма и размеры крючьев одинаковы у всех трех изученных видов рода. Их длина от проксимального конца рукоятки до дистального конца лезвия составила 0.008—0.009 мм, что на 0.002—0.003 мм больше литературных данных (Корнюшин, 1970), которые, вероятно, менее точны и потому занижены.

Хоботковые крючья у видов рода *Kowalewskiella* показывают почти полное сходство с таковыми аберрантной цестоды *Nematoparataenia southwelli* (рис. 2, А) — паразита кишечника лебедей. Их отличает лишь немного более развитая рукоятка. Как было отмечено нами ранее (Галкин, 1988), по профилю и объемным характеристикам крючья сколекса нематопаратений наиболее соответствуют ершовиоидной вариации давеноидного типа, выделенной Мовсесяном

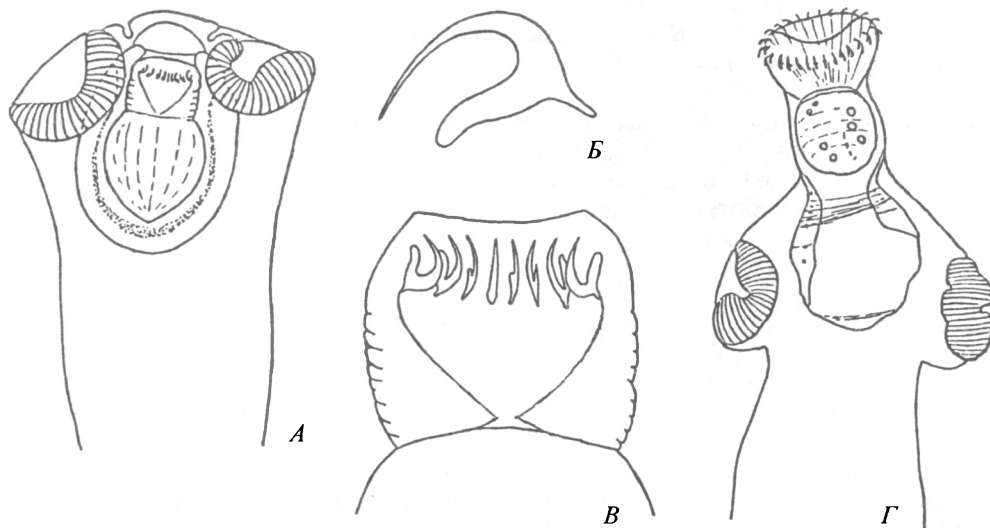


Рис. 1. Сколекс *Kowalewskiella*.

А — сколекс с втянутым хоботком (*K. longiannulata*) [кол. цестод ЗИНа РАН, препарат № 1115-2]; Б — хоботковые крючья (*K. stagnatilis*); В — корона крючьев на втянутом хоботке; Г — сколекс с выставленным хоботком (*K. stagnatilis*) [кол. цестод ЗИНа РАН, препарат № 1650-1].

Fig. 1. Scolex of *Kowalewskiella*.

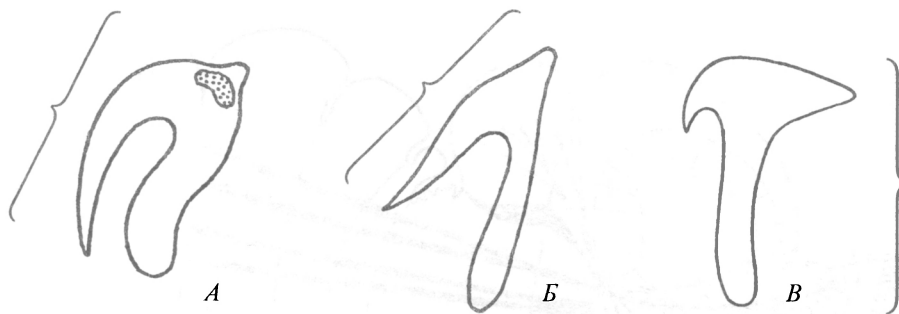


Рис. 2. Крючья давеноидного типа у разных групп циклофиллидей.

*A* — крючок *Nematoparataenia southwelli* (из: Галкин, 1988); *Б* — крючок *Raillietina erschovi* (реконструирован по данным Мовсесян, 1977); *Б'* — типичный крючок давеноидного типа (из: Мовсесян, 1977). Фигурная скобка показывает промер, принимаемый за длину крючка.

Fig. 2. Rostellar hooks of davaineoid type in different groups of Cyclophyllidea.

(1977) для давенеаты *Raillietina erschovi* Movsessian, 1965.<sup>1</sup> От крючьев аплопараксоидного типа их отличает такой существенный признак, как уплощенный, а не объемистый отросток корня. К указанной морфологической вариации давеноидных крючьев приближаются также и крючья *Kowalewskiella*. Полученный вывод позволяет усилить аргументацию Боны (Bona, 1994) и признать правильной точку зрения его, а не Корнюшина (1969).

Следует подчеркнуть, что длину крючьев *Kowalewskiella* и *Nematoparataenia southwelli* (рис. 1, *Б*; 2, *А*) мы измеряем от конца лезвия до конца рукоятки, как это делает Мовсесян (1977) для *Raillietina erschovi* (рис. 2, *Б*) и как это общепринято для цепней, в том числе для подотряда Hymenolepidata. На особом положении оказался лишь подотряд Davaineata, где за длину крючка «обычно принимают расстояние от переднего края рукоятки или лезвия до конца отростка корня» (Корнюшин, 1969, с. 11). Поскольку промер в этом случае ведет почти перпендикулярно линии, соединяющей противоположащие концы рукоятки и лезвия, в результате фактически определяют не длину, а высоту крючка (рис. 2, *Б'*).

На втянутом хоботке ковалевскиелл крючья собраны так, что их лезвия и отростки корня направлены вперед. К рукоятке каждого крючка крепится мышечный пучок. Все пучки сходятся в одну точку позади короны крючьев на продольной оси хоботка, на границе его апикальной и дистальной частей (рис. 1, *В*). Когда хоботок выходит из влагалища, чтобы функционировать как прикрепительный орган, за счет сокращения этих мышц корона крючьев раскрывается как венчик цветка. Каждый крючок совершает разворот под углом 90° и более, занимая рабочее радиальное положение.

При выставленном хоботке (рис. 1, *Г*) вся передняя часть сколекса вытягивается вперед так, что дно хоботкового влагалища оказывается на уровне заднего края присосок. Корона крючьев на хоботке получает функциональную ориентацию — остриями назад. При этом вооруженная часть хоботка, сохраняя характер плотного мышечного образования, приобретает форму воронковидной апикальной присоски с диаметром, превышающим диаметр боковых присосок. Стволовой отдел органа остается мешковидным и почти не меняет

<sup>1</sup> В связи с тем что у типового материала вида (музей ВИГИС, препараты № 17641 и 17642) крючья отсутствуют, а их рисунки в литературе (Мовсесян, 1965; Мовсесян, 1977) далеки от детализации, мы попытались реконструировать облик крючка на основании всех данных, приводимых автором вида (рис. 2, *Б*).

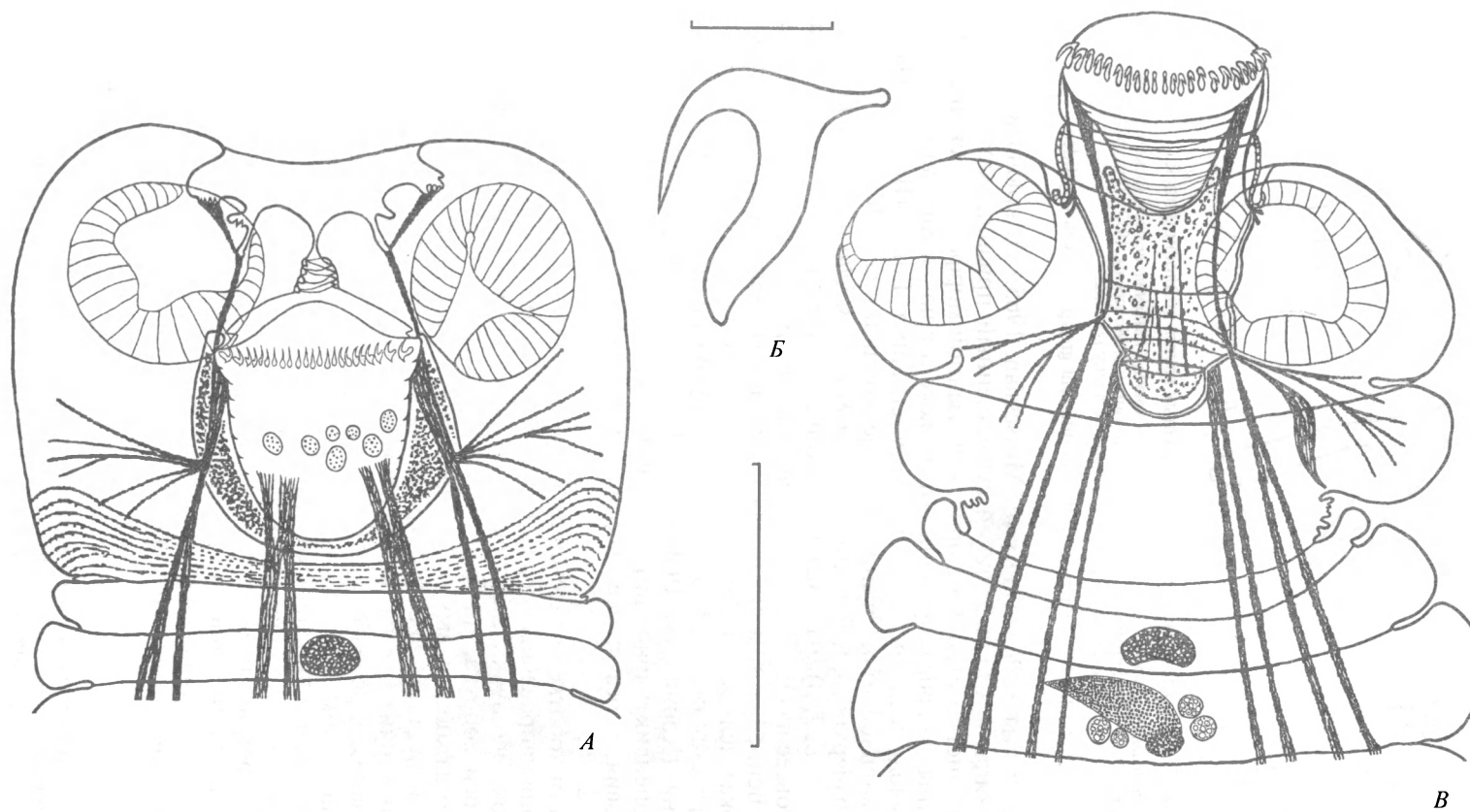


Рис. 3. Сколекс *Himantaurus minuta* [кол. цестод ЗИНа РАН, препарат № 304-2].  
 А — сколекс с втянутым хоботком; Б — хоботковые крючья; В — сколекс с выставленным хоботком.  
 Fig. 3. Scolex of *Himantaurus minuta* [ZIN RAS Cestode collection, slide № 304-2].

ни очертаний, ни размеров. Как видно из рисунков, соотношение апикальной и дистальной частей хоботка при втянутом и вытянутом положении органа оказывается обратным.

Число крючьев давеноидного типа на хоботке ковалевскиелл относительно невелико: 26—28 — у *K. stagnatilis*, 30 — у *K. longiannulata* и лишь у *K. cingulifera* их заметно больше — 44—60. В подотряде Davaineata, напротив, если крючья имеют типичные размеры и форму, их число, как правило, достигает 100, а на поперечно вытянутых или фестончатых хоботках может составлять многие сотни и даже тысячи.

Род *Himantaurus*. Типовой вид рода, *H. minuta* (Cohn, 1901), представлен в коллекции ЗИНа РАН материалом от шилоклювки *Recurvirostra avosetta* Западной Сибири и был обозначен при определении (Дубинина, 1953) как *Davainea minuta*. В литературе долго существовало неправильное представление о том, что матка этих миниатюрных червей, вся зрелая стробила которых насчитывает немногим более 10 члеников, распадается на отдельные яйцевые капсулы. После того как у *H. minuta* было установлено наличие влагалища хоботка и мешковидной матки (Спасский и др., 1975), перемещение рода *Himantaurus* из подотряда Davaineata в подотряд Hymenolepidata (сем. Dilepididae) стало неизбежным.

Стробила *H. minuta* обладает сильно развитой продольной мускулатурой, связанной с хоботковым аппаратом. Действие указанных пучков мышц при втягивании хоботка приводит к тому, что хоботковое влагалище может целиком оказываться в области позади присосок. В результате передняя часть сколекса приобретает воронкообразную форму, а весь сколекс не только меняет очертания, но и сжимает шейку настолько, что создается впечатление ее отсутствия (рис. 3, А).

Ширина сколекса с втянутым хоботком составляет 0.2—0.225 мм, а его длина вместе со сдавленной шейкой — 0.12—0.15 мм. Присоски в диаметре 0.007—0.085 × 0.05—0.7 мм подходят к передней поверхности сколекса и часто обращены своими чашами вперед. При полном втягивании хоботка вся ростральная часть сколекса оказывается повернутой внутрь, образуя воронку со складчатой поверхностью. Влагалище хоботка приобретает форму, близкую к шару, 0.08—0.09 мм в диаметре. Массивный хоботок 0.08—0.085 мм общей длины, занимает почти весь объем влагалища. При этом клеточная масса, заполняющая влагалище хоботка, оказывается оттесненной на самую периферию. Стволовой участок хоботка 0.055—0.06 мм длины и 0.05 мм наибольшей ширины овально суживается к заднему концу. Апикальная вооруженная крючьями часть слегка расширена в виде обруча, около 0.02 мм высоты. Диаметр ее составляет 0.06—0.065 мм. Передняя поверхность втянутого органа погружается внутрь и приобретает вид присоски. Втягивание хоботка в глубь влагалища, сопровождающееся значительным изменением облика передней части сколекса, происходит за счет сокращения двух пар продольных мышц стробилы, входящих внутрь влагалища несколько ниже области присосок. Эти мышцы тянутся вперед вдоль стволовой части хоботка и крепятся к основанию его расширенной апикальной части. Ограничителем чрезмерного погружения хоботка выступают 4 пучка поперечных мышц, залегающих на уровне границы сколекса и шейки. Направленные от стенки тела к влагалищу хоботка они входят в него вместе с вышеуказанными парами продольных мышц и там образуют общий с ними тяж.

Хоботковые крючья (рис. 3, Б), в числе 54—64, 0.009 мм длины и расположены в два ряда. Их форма достаточно близка к крючьям рода *Kowalewskiella*, за исключением того что острие здесь более широкое и длина его (0.004 мм) заметно меньше, чем у отростка (0.007 мм в I ряду и 0.006 — во II). На втяну-

том хоботке крючья располагаются так, что отростки корня у них направлены радиально и соответственно острия обращены вперед. Скорее всего, такое положение крючья приобретают за счет вворачивания передней поверхности апикальной части хоботка, принимающей форму присоски, когда орган находится в хоботковом влагалище. Изучить собственную мускулатуру крючьев на тотальном препарате не представляется возможным.

При выставленном хоботке сколекс *H. minuta* имеет облик, более характерный для дилептид (рис. 3, В). Он поперечно вытянут, 0.215—0.23 мм ширины и всего 0.09—0.1 мм длины. Глубокая борозда отделяет его от шейки, которая короче и несколько уже сколекса. Самая узкая часть червя (0.11—0.13 мм) находится непосредственно позади шейки, в зоне, где происходит обособление члеников, в то время как ширина молодого маточного членика (9-го, 10-го от зоны обособления) вдвое превышает ширину сколекса.

Мешковидное влагалище хоботка, 0.05 мм в диаметре в средней части, заходит за уровень заднего края присосок. Оно имеет толстую стенку с хорошо развитой кольцевой мускулатурой, а весь его объем заполнен массой ярко окрашенных клеток, очевидно железистых. Хоботок способен целиком выдвигаться из сколекса. В таком положении его длина составляет всего 0.055—0.07 мм, т. е. меньше, чем во втянутом состоянии, а диаметр в передней расширенной части, на уровне расположения короны крючьев — 0.07—0.08 мм. При этом хоботок принимает форму груши или, скорее, лампы накаливания: апикальная часть напоминает баллон, а сильно сократившаяся стволовая — цоколь лампы. Почти по экватору апикальной части хоботка располагается корона крючьев, а передняя поверхность органа из присосковидной становится куполообразной. Такое выворачивание вершины хоботка, очевидно, происходит за счет сокращения стенок его стволовой части, длина которой не превышает 0.02 мм, а диаметр — 0.037 мм. Таким образом, у выставленного хоботка стволовая часть оказывается втрое короче, чем у погруженного в глубь сколекса. Когда хоботок *H. minuta* выставлен неполностью, он имеет грибовидную форму, вполне близкую к таковой *Dilepis*, *Vitta* и ряда других дилептид.

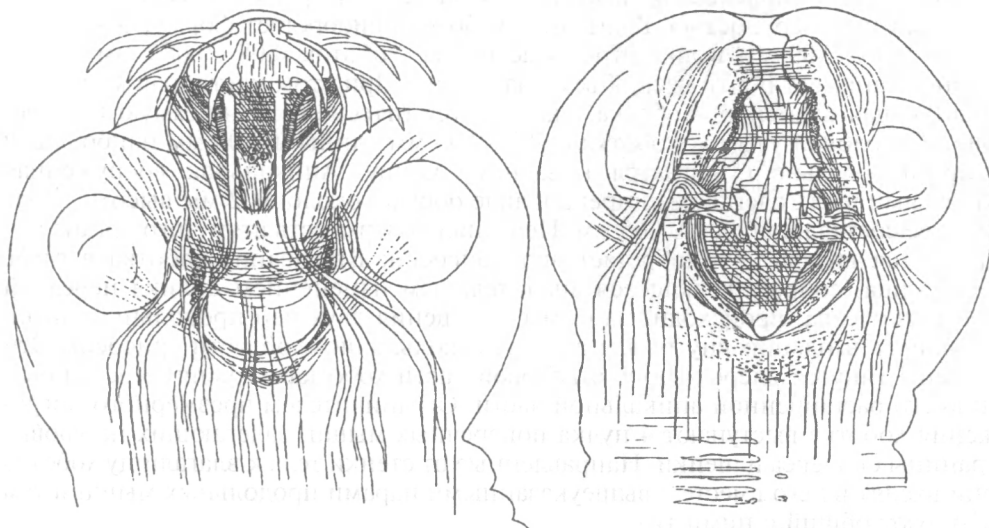
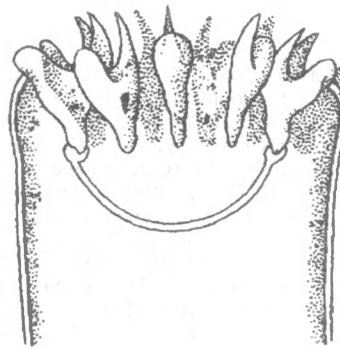


Рис. 4. Сколекс *Paradilepis* с выставленным (слева) и втянутым (справа) хоботком (из: Bona, 1975, с изменениями).

Fig. 4. Scolex of *Paradilepis* with protrudent (left) and retracted (right) rostellum (after Bona, 1975, with alternations).

Рис. 5. Корона крючьев на хоботке у зрелой личинки *Aploparaksis furcigera* (сем. Hymenolepididae s.l.) (из: Карманова, 1962).

Fig. 5. Crown of rostellar hooks in mature metacestode of *Aploparaksis furcigera* (Hymenolepididae s. l.) (after Karmanova, 1962).



Выставление хоботка у *Himantaurus* сопровождается изменением ориентации крючьев. Их хорошо развитые корневые отростки принимают положение параллельно продольной оси червя, разворачиваясь внутрь на 90°. Одновременно и острия у лезвий оказываются обращенными назад, как это необходимо для фиксации паразита. Таким образом, корона крючьев и здесь раскрывается наподобие чашечки цветка так же, как у *Kowalewskiella*, хотя угол разворота крючьев при выходе хоботка из влагалища здесь меньше, чем у последнего рода.

Анализируя общий план строения хоботкового аппарата *Himantaurus*, нельзя не заметить его поразительное сходство с таковым у рода *Paradilepis*, изученного Боней (Bona, 1975) (рис. 4). В обоих случаях как выставленный, так и втянутый хоботок имеют очень близкую форму. Во втянутом состоянии хоботок занимает почти весь объем влагалища и оказывается в области позади присосок, а само втягивание происходит за счет действия продольных мышц стробилы, входящих во влагалище хоботка. На втянутом хоботке крючья расположены остриями вперед. При этом хоботковые крючья у этих цестод относятся к совершенно разным морфологическим модификациям, и филогенетическую близость *Paradilepis* и *Himantaurus* предположить невозможно. Очевидно, морфологическое сходство их хоботковых аппаратов является следствием параллелизма.

Равным образом, однотипность крючьев хоботка у *Kowalewskiella* и *Himantaurus* не может свидетельствовать об их родстве. Морфологически, включая хоботковые аппараты, эти цепни кардинально различаются.

У *Kowalewskiella* обнаруживается неожиданное сходство в расположении мышечных пучков, осуществляющих переориентацию крючьев при выставлении хоботка, с родом *Aploparaksis* (рис. 5), где эта картина прослежена на примере личинок *A. furcigera* (Карманова, 1962; Гуляев, 1977). Проксимальные концы рукояток крючьев в обоих случаях соединены радиальными тяжами мышц, сходящимися в одной точке позади крючьев. При сокращении этих мышц происходит разворот короны крючьев остриями наружу. Еще раз подчеркивая давенеоидный, а не аплопараксоидный характер крючьев *Kowalewskiella*, механизм разворота их короны у ковалевскиелл и аплопараксисов — представителей разных семейств — следует признать тождественным.

Значение органов прикрепления в эволюции плоских паразитических червей, включая цестод, очень велико (Дубинина, 1980). Отряд Суслофиллидеа характеризуется большим разнообразием хоботковых аппаратов. Из структур сколекса к настоящему времени наиболее детально анализу подверглись крючья хоботка, для которых выделено множество морфологических модификаций. Внимание к хоботковым крючьям объясняется прежде всего их значением в систематике цепней. Но для филогенетических выводов необходимо иметь возможно более полное представление о функциональной морфологии хоботков. И здесь перед исследователями открывается еще очень много работы.



### Список литературы

- Галкин А. К. О строении сколекса цестоды *Nematoparataenia southwelli* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С 461—470.
- Гуляев В. Д. Ларвогенез диплоцисты *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann, 1926 (Cestoda, Hymenolepididae) // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 1. С 17—23.
- Дубинина М. Н. Ленточные черви птиц, гнездящихся в Западной Сибири // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1953. Т. 15. С 117—233.
- Дубинина М. Н. Значение органов прикрепления в филогении червей // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 29. С 65—83.
- Карманова Е. М. Обнаружение цистицеркоиды *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) в олигохетах Казахстана // Тр. ГЕЛАН. 1962. Т. 12. С 25—26.
- Корнюшин В. В. Ревизия рода *Kowalewskiella* Baczynska, 1914 (Cestoda, Cyclophyllidae). Сообщ. I // Вест. зоол. 1969. № 5. С 70—75.
- Корнюшин В. В. Ревизия рода *Kowalewskiella* Baczynska, 1914 (Cestoda, Cyclophyllidae). Сообщ. II // Вест. зоол. 1970. № 3. С 43—49.
- Мовсесян С. О. Два новых вида райетин от голубиных птиц Южной Киргизии // Матер. к науч. конф. ВОГ. Декабрь, 1965. Ч. 4. М., 1965. С 162—167.
- Мовсесян С. О. Цестоды фауны СССР и сопредельных территорий (Давэнеаты). М.: Наука, 1977. 272 с.
- Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц Тувы. Кишинев: Штиинца, 1971. 252 с.
- Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц СССР. Дилепидиды лимнофильных птиц. М.: Наука, 1978. 316 с.
- Спасский А. А., Боргаренко Л. Ф., Юрпалова Н. М. Описание типового вида рода *Himantaurus* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1975. № 1 (58). С 34—38.
- Baczynska H. Etudes anatomiques et histologiques sur quelques nouvelles espèces de cestodes d'oiseaux // Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat. 1914. Т. 40. P. 187—239.
- Bona F. V. Etude critique et taxonomique des Dilepididae Fuhrm., 1907 (Cestoda) parasites des Ciconiiformes. Consideration sur la spécificité et la spéciation // Monit. Zool. Ital. 1975. N.S. Monografia 1. XII+750 p.
- Bona F. V. Family Dilepididae Railliet & Henry, 1909 // Keys to the cestode parasites of vertebrates. Eds Khalil L. F., Jones A., Bray R. A. Wallingford: CAB INTERNATIONAL, 1994. P. 443—554.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.10.2002

### PECULIARITIES OF ROSTELLAR MORPHOLOGY AND ARMATURE IN THE GENERA KOWALEWSKIELLA AND HIMANTAURUS (CYCLOPHYLLIDEA: DILEPIDIDAE)

A.K. Galkin

**Key words:** *Kowalewskiella*, *Himantaurus*, scolex morphology, rostellar hooks.

### SUMMARY

Scolec of two dilepidid genera, *Kowalewskiella* Baczynska, 1914 and *Himantaurus* Spasskaja et Spassky, 1971, were investigated. The rostellar hooks of both are of davaineoid type, which is quite uncommon for the family. The morphology of their rostellar apparatus, especially the form of proboscis, differs much. But when the rostellum is retracted, the crown of hooks is folded in the same manner: hooks tips assume anterior direction. The muscular system of rostellar apparatus and the transformation of scolex in the act of rostellum's retraction of *Kowalewskiella* finds close analogy in *Aploparaksis* (family Hymenolepididae s. l.), and of *Himantaurus* — in *Paradilepis* (family Dilepididae). But such morphological and functional resemblance between scolec of *Kowalewskiella* and *Aploparaksis* from one side and of *Himantaurus* and *Paradilepis* from another is undoubtedly a result of convergence. The morphological types of rostellar hooks in these pairs of genera are very different.